Rev. Écol. Biol. Sol, 1977, **14** (2): 289-306.

Action des peuplements de *Calamagrostis Epigeios* (L.) Roth dans la dynamique des écosystèmes de la forêt de Fontainebleau

II. — Influence sur quelques caractères des humus et leurs activités microbiennes

PAR

André FAILLE

Laboratoire d'Écologie végétale, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay Cedex

INTRODUCTION

Le « roseau des bois », *Calamagrotis epigeios* (L.) Roth. tend à couvrir de ses peuplements denses et souvent à peu près purs une partie non négligeable des coupes et des clairières en forêt de Fontainebleau. Il est alors susceptible d'influencer l'évolution de l'humus, voire la pédogenèse tout entière.

Dans un récent article (FAILLE, 1977), nous apportions des informations permettant de juger du rôle de cette espèce dans le cycle des éléments minéraux. Nous nous proposons d'aborder maintenant, de manière plus directe, son influence sur l'humus.

C'est en étudiant les effets du clairièrage (FAILLE, 1975) qu'une intervention possible de *Calamagrotis*, comme élément favorable à l'évolution de l'humus, nous est apparue. Nous avions en effet observé une tendance à la réduction du taux de matière organique et du rapport C/N et à l'augmentation du pH ; cependant que l'activité minéralisatrice était sensiblement accrue.

Quelques essais ultérieurs, réalisés dans des conditions édaphiques variées, en vue de comparer l'activité microbienne sous les peuplements et à proximité immédiate de ceux-ci, ont fourni des résultats hétérogènes. La diversité tant

qualitative que quantitative de la strate herbacée au voisinage des peuplements est sans doute à l'origine des discordances observées.

Il apparaissait dès lors qu'une influence significative de *Calamagrotis epigeios* ne pouvait être mise en évidence que sur des humus défavorables au développement abondant d'autres espèces, constatation qui excluait les mulls de notre propos. Par ailleurs, sur les mors des Podzols et des sols podzoliques, les peuplements de roseau des bois sont rares et toujours très peu denses. Nous avons donc limité cette étude au moder, humus sur lequel *Calamagrostis* est à peu près la seule espèce herbacée capable d'assurer un recouvrement important.

L'influence de *Calamagrostis* sur l'humus a été étudiée en comparant quelques caractères de l'horizon A_1 dans des couples de stations : peuplements denses de roseau des bois et voisinage immédiat de ceux-ci où le sol, ne supportant que des touffes éparses de *Carex pilulifera* et de *Polytrichum formosum*, présente de grandes surfaces nues. Nous avons considéré d'une part certains caractères physico-chimiques conditionnant l'activité biologique (porosité, pH, C/N), et d'autre part cette activité elle-même, du point de vue de la minéralisation des composés carbonés et azotés.

CARACTÈRES ÉTUDIÉS ET MÉTHODES

1. Caractères physico-chimiques.

Nous avons retenu comme caractères physico-chimiques des humus susceptibles d'influencer l'activité biologique, la porosité, le pH, le rapport C/N, évalués dans huit couples de stations ; la capacité totale d'échange cationique et le taux de saturation mesurés pour cinq couples choisis parmi les précédents. Enfin, la température et l'humidité de l'humus ont été suivies pendant des durées variables dans deux (humidité) ou trois (température) de ces couples de stations.

La porosité, ainsi que les densités apparente et réelle des humus ont été évaluées sur des prélèvements effectués à l'aide de cylindres de 250 cm^3. Ceux-ci étaient pesés après saturation par l'eau puis après séchage à 105° C.

Le pH fut mesuré, au printemps et en été, au potentiomètre sur des suspensions 1/1 de terre et d'eau distillée.

La teneur en matière organique a pu être évaluée simplement par la perte au feu en raison de l'absence quasi totale d'argiles et de carbonates dans ces sols.

Le rapport C/N a été calculé après détermination du taux de carbone selon la méthode Anne et d'azote total par la méthode de Kjeldahl, sur des prélèvements effectués au printemps.

La somme des bases échangeables a été mesurée sur des solutions de percolation à l'acétate d'ammonium, par le dosage des principaux cations (Ca, K, Mg, Na) au spectrophotomètre à absorption atomique. La capacité totale d'échange était évaluée ensuite par dosage, selon la méthode Kjeldahl, de l'ammonium déplacé de ses liaisons avec le sol par une solution normale de $CaCl_2$.

Le contrôle des conditions microclimatiques a consisté à relever périodiquement sur le terrain d'une part les températures extrêmes lues sur des thermomètres, à minima et à maxima, laissés en place au sein de l'horizon A_1, et d'autre part les valeurs de pF fournies par des sondes Bouyoucos également installées à demeure dans l'horizon A_1.

2. Activité biologique.

Sur les huit peuplements de *Calamagrostis* dans lesquels nous avons travaillé, nous avons choisi le plus jeune pour en étudier l'influence sur l'activité biologique de l'humus.

Développé près de la lisière sud d'un perchis de chênes, à la suite de coupes pratiquées au cours de l'hiver 1971-1972, ce peuplement n'avait pas encore atteint son extension maximum quand nous avons commencé ce travail. Entre sa bordure Nord et la lisière des arbres subsistait un croissant très ouvert — large de quelques mètres et long d'une vingtaine — de sol demeuré à peu près nu et dans lequel la graminée a légèrement progressé au cours de l'année 1975. C'est ce secteur de sol nu qui nous a servi de témoin pour juger de l'influence du roseau des bois.

La minéralisation de l'azote a été suivie d'une part *in situ*, selon la méthode maintenant couramment utilisée des boîtes enfoncées dans l'horizon A_1 (LEMÉE, 1967), d'autre part en étuve à 28° C sur des échantillons de 100 g de terre placés en fioles Erlenmeyer bouchées de manière à en maintenir l'humidité au voisinage de la capacité au champ. L'atmosphère des fioles était périodiquement renouvelée par passage d'un courant d'air dépourvu de CO_2. L'azote minéral était dosé, avant et après incubation, selon la méthode de DROUINEAU et GOUNY.

La minéralisation du carbone était étudiée parallèlement sur des échantillons de 50 g placés dans des conditions de température et d'humidité identiques à celles indiquées ci-dessus. Le CO_2 dégagé étant absorbé par Na(OH) N/5, on dosait périodiquement la soude non carbonatée par HCl N/5.

Les incubations destinées à évaluer les taux de minéralisation du C et de l'N ont été réalisées, tant *in situ* qu'en conditions contrôlées, par périodes successives de six semaines, sans interruption, de février 1975 à février 1976. Nous avons cependant réduit à quatre semaines la durée des incubations réalisées au mois d'août en raison de l'assèchement exceptionnellement prononcé qu'avait subi le sol *in situ* depuis la mi-juillet.

RÉSULTATS

I. — CARACTÈRES PHYSICO-CHIMIQUES DES HUMUS

1. Structure, porosité.

Cinq prélèvements ont été effectués dans chacun des deux éléments (peuplement et son voisinage) de huit couples de stations, fournissant ainsi au total 80 données. Celles-ci ont été soumises à une étude statistique selon la méthode de l'analyse de variance avec deux « traitements » (peuplement et hors peuplement) et huit « blocs » (couples de stations).

La différence des moyennes, hautement significative, traduit une influence favorable très nette du *Calamagrostis* sur la structure de l'horizon A_1. Cet effet a été observé dans chacun des huit couples de stations mais avec des amplitudes variables d'une station à l'autre.

Nous donnons tableau I les valeurs moyennes obtenues pour la porosité totale et pour la densité apparente des humus.

TABLEAU I

Porosité et densité apparente des humus sous des peuplements de *Calamagrostis* et à leur voisinage

Faciès	Porosité totale	Densité apparente
Sol nu...............	52,28 %	1,10
Calamagrostis........	58,53 %	0,93

L'un des peuplements étudiés résulte de plantations que nous avions effectuées trois ans auparavant ; il nous a fourni la différence la plus accusée avec des porosités de 47,75 % et 60,26 % respectivement, pour l'extérieur et au sein de ce peuplement.

2. Le pH de l'humus.

Relevées dans les huit couples de stations, les valeurs de pH sont égales ou supérieures dans les peuplements de *Calamagrostis* par rapport au sol nu voisin. Leur moyenne est significativement plus élevée sous le roseau des bois.

Les différences les plus importantes ont été observées dans le peuplement introduit (4,50 sous la graminée contre 3,85 au dehors) et dans le peuplement jeune où nous avons suivi l'activité biologique (5, 13 contre 4, 19). Dans ce dernier, où des mesures ont été faites périodiquement, cette différence existe toute l'année, bien que sujette à quelques fluctuations (Fig. 1). Elle fut minimum au printemps et maximum à l'automne, avec des variations plus importantes en sol nu (coefficient de variation = 4,6 %) que sous *Calamagrostis* (3,7 %).

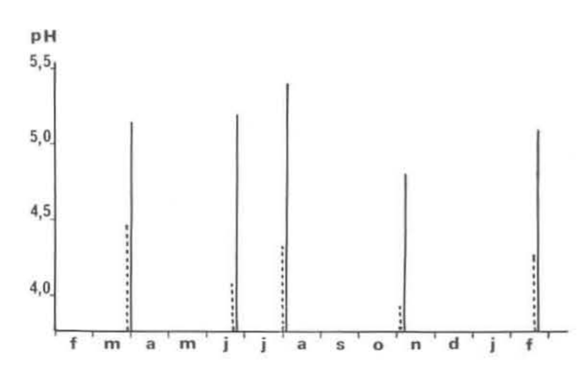


FIG. 1. — Variation annuelle (mars 1975 à février 1976) du pH de l'humus sous un peuplement jeune de *Calamagrotis epigeios* (traits pleins) et à son voisinage (tiretés).

3. Bases échangeables.

Au tableau II figurent les moyennes des valeurs obtenues dans les cinq stations étudiées pour : les différents cations, la somme des bases échangeables (S), la capacité totale d'échange (T) et le taux de saturation en bases (S/T × 100). Les grandeurs présentant des différences significatives au seuil de 5 % y sont signalées par un astérisque.

On voit que la capacité totale d'échange de l'humus n'est pas influencée, de manière significative, par la présence du roseau des bois. Au contraire, la somme des bases échangeables est systématiquement plus élevée sous *Calamagrostis* et la différence entre les moyennes est significative. Cet accroissement est imputable essentiellement à une augmentation des teneurs en Ca^{++} et Mg^{++}.

TABLEAU II

Teneurs en bases échangeables (m. e. pour 100 g de terre sèche) de l'humus sous des peuplements de *Calamagrostis* et à leur voisinage

	Ca^{++} *	Mg^{++} *	K^{+}	Na^{+}	S *	T	S/T *
Sol nu..................	2,17	0,27	0,08	0,12	2,64	9,34	28,3 %
Calamagrostis............	2,91	0,39	0,12	0,16	3,58	8,38	42,6 %

* Grandeurs significativement plus élevées (au seuil de 5 %) sous *Calamagrotis*.

4. **Taux de matière organique.**

Mesuré dans sept couples de stations, le taux de matière organique n'est pas, en moyenne, significativement différent sous *Calamagrostis* (5,04 %) et en sol nu (5,59 %).

5. **Rapport C/N.**

Les moyennes des valeurs obtenues pour le rapport C/N, tout à fait semblables sous *Calamagrostis* et en dehors, sont de l'ordre de 18,9.

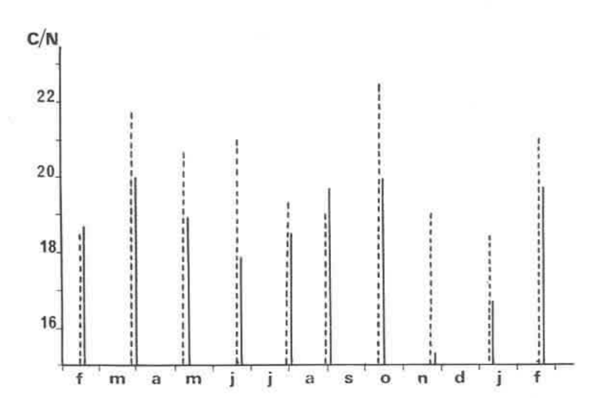


FIG. 2. — Variation annuelle (février 1975 à février 1976) du rapport C/N de l'humus sous un peuplement jeune de *Calamagrostis epigeios* (traits pleins) et à son voisinage (tiretés).

Cinq des stations étudiées semblaient traduire une influence favorable de la graminée sur ce critère, trois autres ont montré une différence inverse. Dans le peuplement jeune, où les mesures ont été faites périodiquement, le rapport C/N est en général plus faible qu'en sol nu. Cependant, la différence a beaucoup varié au cours de l'année (Fig. 2) : elle fut minimum à la fin de l'hiver et en été, maximum à la fin du printemps et, surtout, en automne.

II. — CONDITIONS PÉDOCLIMATIQUES

1. **Température.**

Les températures extrêmes ont été relevées tous les 15 jours :

— pendant la période estivale, à 1 cm sous la surface du sol dans deux couples de stations (A et B) ;

— tout au long de l'année (mars 1975 à février 1976), à trois niveaux (— 1, — 5 et — 10 cm) dans un troisième couple (C), où fut suivie l'activité biologique.

Le tableau III donne les moyennes des minimums et des maximums ainsi que les minimums et maximums absolus pour les trois stations.

TABLEAU III

Températures minima et maxima relevées dans l'horizon A_1 en sol nu et sous *Calamagrostis*

Stations Dates des relevés et niveaux	Moyenne des minima		Minimum absolu		Moyenne des maxima		Maximum absolu	
	Sol nu	Calam.	Sol nu	Calam.	Sol nu	Calam.	Sol nu	Calam.
A (— 1 cm) du 24-6 au 24-10 1975	12,5	10,8	7,0	6,4	25,0	20,9	33,6	26,1
B (— 1 cm) du 23-5 au 24-10 1975	13,1	13,0	7,8	8,3	25,5	21,6	32,8	27,5
C du 16-3-1975 au 19-2-1976								
— 1 cm	6,6	6,9	— 0,6	— 0,8	20,5	15,3	35,7	25,2
— 5 cm	7,6	8,1	— 0,4	— 0,2	18,2	14,1	29,8	21,5
— 10 cm	8,1	9,3	— 0,2	+ 0,5	17,6	13,4	28,3	19,9

Les courbes de la figure 3 traduisent pour la station C :

— La variation saisonnière des maximums relevés à 1 cm sous la surface du sol nu (courbe en trait plein).

— Les amplitudes thermiques (tiretés et pointillés) aux niveaux — 1 et — 10 en sol nu et sous *Calamagrostis.* Les courbes des niveaux — 5 ont été éliminées pour ne pas surcharger le graphique ; elles se situent, entre celles de — 1 et — 10, assez près de ces dernières.

L'ensemble des résultats permet de dégager les faits suivants :

a) Les variations thermiques dans l'humus sont très atténuées sous *Calamagrotis* par suite d'une protection contre l'échauffement. Les minimums demeurent du même ordre de grandeur dans les peuplements et en dehors de ceux-ci ; ils sont même parfois plus faibles sous la graminée, ce qui peut traduire un accroissement du rayonnement nocturne de grande longueur d'onde.

b) L'amplitude des variations thermiques est maximum en été, quand l'échauffement est le plus fort, dans le sol nu. Sous le roseau des bois l'amplitude est maximum au printemps puis elle diminue tout au long de la saison, parallèlement à l'accroissement de la plante. La différence d'amplitude entre le sol nu et le sol recouvert par *Calamagrostis* est maximum à la fin de l'été près de la surface (— 1 cm) et au cours de celui-ci dans les niveaux plus profonds.

c) Les températures minimales ne sont descendues au-dessous de zéro que de quelques dizièmes de degrés et pendant des périodes n'excédant pas trois semaines. Le gel n'a ainsi affecté que très brièvement une faible épaisseur de sol.

Signalons enfin que les périodes hivernales envisagées ont été pratiquement dépourvues de neige.

2. **Facteur hydrique.**

Le potentiel capillaire de l'humus a été mesuré à la partie supérieure de l'horizon A_1 (sondes placées entre — 1 et — 3 cm) et à sa partie inférieure (entre — 5 et — 7 cm) pour deux couples de stations.

Les valeurs obtenues, en général très légèrement plus élevées sous *Calamagrostis* qu'en sol nu et près de la surface qu'en profondeur, n'ont différé qu'exceptionnellement de plus de quelques centièmes d'unité de pF. Les moyennes sont très comparables dans les peuplements et en dehors de ceux-ci (voisines de pF 3,02 pour l'un des couples de stations et de 3,15 pour l'autre, soit de l'ordre de 2 et 2,6 atmosphères).

L'humidité pondérale, mesurée sur des prélèvements effectués toutes les six semaines pour l'étude de l'activité biologique, était généralement un peu plus faible sous la graminée que dans le sol nu cependant que les capacités au champ sont très voisines (de l'ordre de 27 %).

L'influence de *Calamagrostis epigeios* sur le régime hydrique du sol faisant l'objet d'un travail particulier, nous ne développerons pas ici cette question plus avant.

III. — ACTIVITÉ BIOLOGIQUE

Les principaux caractères physico-chimiques des humus de la station où fut suivie l'activité biologique ont été exposés dans les chapitres précédents ; nous les rappelons brièvement sur le tableau IV. Le tableau III et la figure 3 indiquent les conditions microclimatiques.

1. **Minéralisation de l'Azote in situ.**

La figure 4 traduit l'évolution saisonnière de l'activité sous *Calamagrostis* et en sol nu. On voit que la minéralisation nette de l'azote était presque toujours plus active sous la graminée. Les différences, particulièrement sensibles au printemps, période d'activité maximum, sont plus importantes pour la nitrification nette (production de $N.NO_3$) que pour l'ammonification (production de $N.NH_4 + N.NO_3$).

TABLEAU IV

Caractères physico-chimiques de l'humus dans un peuplement jeune de *Calamagrostis* et à son voisinage

Les valeurs représentent :

Taux de mat. org., C/N : moyenne de 10 mesures échelonnées sur un an
pH : moyenne de cinq mesures échelonnées sur un an
Porosité, S/T : valeurs obtenues en juin 1975

Caractères retenus	Porosité	pH	S/T	Taux de mat. organ.	C/N
Sol nu..................	55,5 %	4,2	42,6 %	8,5 %	20,1
Calamagrostis............	67,4 %	5,1	50,9 %	6,6 %	18,5

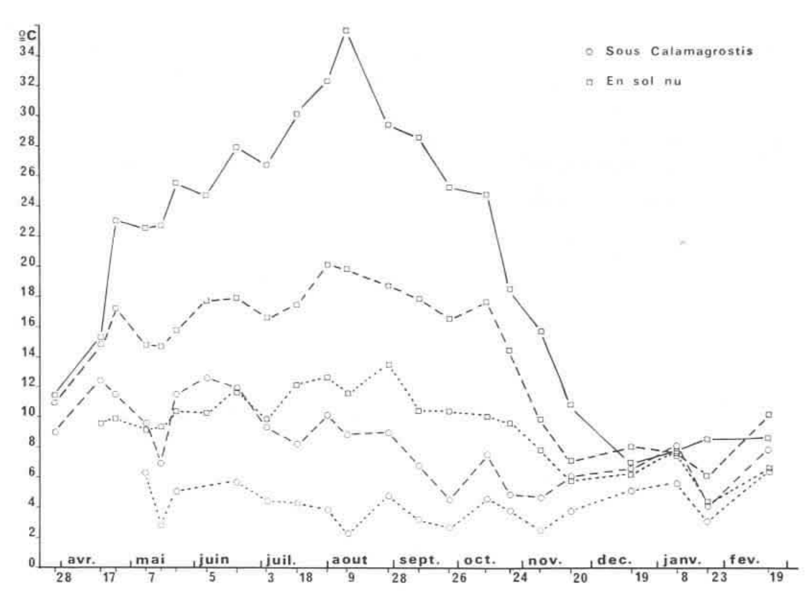


FIG. 3. — Influence de *Calamagrotis epigeios* sur le régime thermique de l'humus.
Traits pleins : maximums à — 1 cm.
Tiretés : amplitudes thermiques à — 1 cm.
Pointillés : amplitudes thermiques à — 10 cm.

Le bilan annuel (Tabl. V) fait nettement ressortir l'influence stimulante du roseau des bois sur les processus de minéralisation de l'azote, notamment sur la nitrification : sous la graminée, la production nette d'N minéral total était accrue de 77 % par rapport à celle du sol nu ; celle de nitrates a augmenté dans de bien plus grandes proportions : elle est multipliée par un facteur proche de 9.

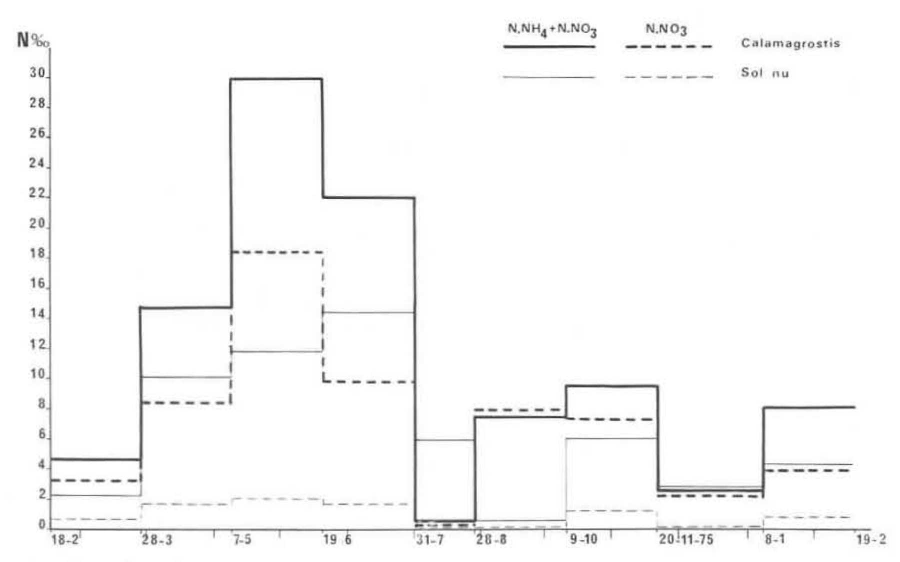


FIG. 4. — Évolution saisonnière de la minéralisation de l'azote *in situ* sous *Calamagrostis* et en sol nu (N minéral accumulé est exprimé en ‰ de N total).
Les taux d'N minéralisé pendant le mois d'août (4 semaines) ont été corrigés (× 3/2) de manière à faciliter la comparaison avec les autres périodes dont la durée est de six semaines.

TABLEAU V

Azote minéralisé (‰ N total) ***in situ*** **au cours d'une année sous un peuplement jeune de** ***Calamagrostis*** **et à son voisinage**

Faciès	$N.NH_4 + N.NO^3$	$N.NO_3$	$\frac{N.NO^3}{N.NH_4 + N.NO_3} \times 100$
Sol nu..............	56,30	6,91	12,3 %
Calamagrostis........	99,81	61,40	61,5 %

2. Minéralisation de l'Azote in vitro.

Les taux d'N minéral accumulé en conditions contrôlées représentent la fraction aisément minéralisable de l'azote organique. On voit (Fig. 5) que celle-ci est toujours plus élevée sous *Calamagrostis* qu'en sol nu. Dans ce dernier la nitrification potentielle, en particulier, se maintient constamment à un niveau très bas.

La comparaison des moyennes de l'activité potentielle (Tabl. VI) met bien en évidence l'influence de la graminée. Sous celle-ci l'ammonification nette (production de $N.NH_4 + N.NO_3$) dépasse de 57 % celle du sol nu et la nitrification est multipliée par plus de 10.

L'évolution saisonnière des phénomènes paraît également influencée par la présence du roseau des bois : en sol nu, la production nette potentielle d'N

TABLEAU VI

Taux moyen d'N minéralisé (‰ N total) en six semaines à 28° C dans l'humus prélevé sous un peuplement jeune de *Calamagrostis* et à son voisinage

Faciès	$N.NH_4+N.NO_3$	$N.NO_3$	$\frac{N.NO_3}{N.NH_4+N.NO_3} \times 100$
Sol nu..............	32,86	3,35	10,2 %
Calamagrostis........	51,49	37,50	72,8 %

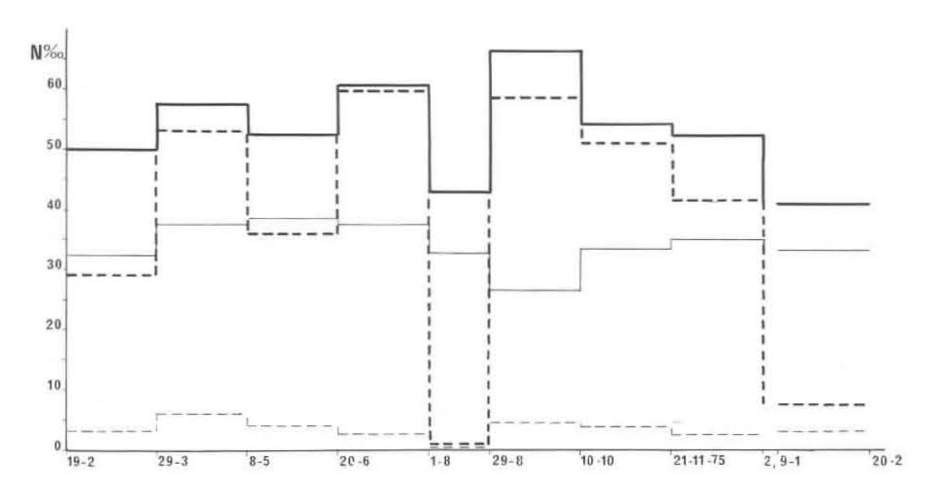


FIG. 5. — Évolution saisonnière de la minéralisation de l'azote en étuve à 28° C dans des humus prélevés sous *Calamagrostis* et en sol nu. Le mode de représentation est le même que pour la figure 4.

minéral a montré deux maximums, l'un au printemps, l'autre en hiver, séparés par une période dépressive très accentuée au cœur de l'été. Sous *Calamagrostis,* au contraire, abstraction faite d'une importante mais brève réduction au mois d'août, l'humus a présenté un maximum d'activité potentielle en période estivale.

Les incubations réalisées au mois d'août — et que nous avions limitées à quatre semaines — n'ont conduit qu'à des productions très faibles d'azote minéral. S'inscrivant dans la tendance générale estivale à la baisse, cette diminution n'est que peu sensible en sol nu. Elle est, par contre, tout à fait remarquable pour l'humus prélevé sous *Calamagrostis,* notamment en ce qui concerne la nitrification. Un phénomène aussi inhabituel, s'il ne résulte pas d'un accident technique ne saurait être interprété aisément. La seule cause naturelle que nous puissions invoquer est l'exceptionnelle sécheresse qui a sévi au mois de juillet, avant les prélèvements.

3. **Rapport de l'Azote minéralisé in situ à l'Azote minéralisable.**

La comparaison des taux d'N minéralisé *in situ* aux taux d'N minéralisable en étuve traduit le bilan d'activité relative de la microflore dans les conditions naturelles. La fig. 6 en montre l'évolution au cours de l'année.

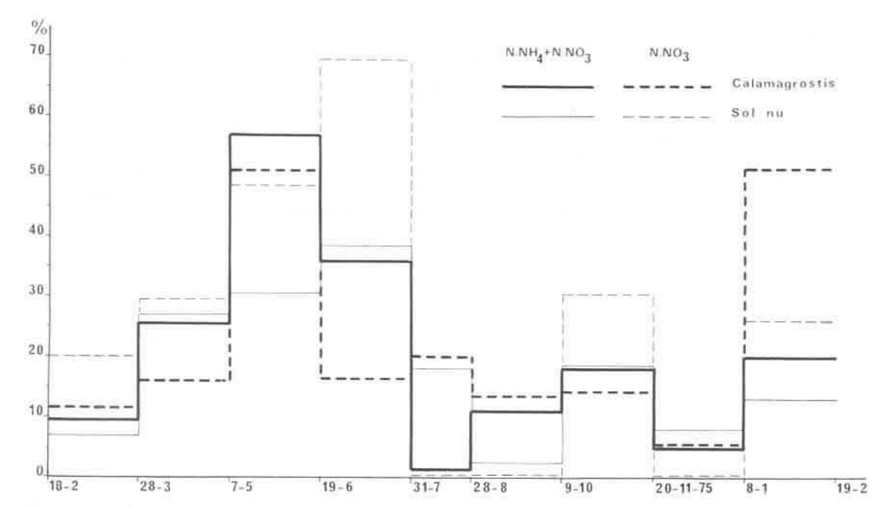


FIG. 6. — Évolution saisonnière du rapport (en %) de l'azote minéralisé *in situ* à l'azote minéralisé en étuve à 28° C dans des humus prélevés sous *Calamagrostis* et en sol nu.

L'activité ammonificatrice (rapport des productions nettes de $N.NH_4 + N.NO_3$) est relativement peu influencée par la présence du roseau des bois. Celui-ci ne détermine qu'une relative précocité des phénomènes : démarrage printanier et ralentissement estival avancés dans le temps. La graminée modifie par contre de manière sensible la dynamique de l'activité nitrificatrice : celle-ci apparaît supérieure en sol nu dans les périodes généralement les plus favorables à l'activité microbienne du sol (printemps et automne) inférieure au contraire, voire nulle, en période défavorable (été et hiver).

A l'échelle de l'année le bilan de l'activité relative de la microflore dans les conditions naturelles ne paraît pas influencé par la présence de *Calamagrostis*. Les différences, en effet, ne sont significatives ni pour l'ammonification (21,5 % d'N minéralisable effectivement minéralisés sous *Calamagrostis* contre 19,0 % en sol nu) ni pour la nitrification (respectivement 18,2 et 22,9 %).

4. **Minéralisation du Carbone in vitro.**

Nous donnons figure 7 l'évolution saisonnière des taux de minéralisation du C évalués, à chaque période d'incubation, après stabilisation de l'activité, c'est-à-dire pendant les deux dernières semaines. Ils sont exprimés en p. 100 de C organique minéralisé par jour.

Les variations apparaissent rigoureusement synchrones, mais avec des amplitudes variables. La différence d'activité entre les deux humus — toujours

en faveur de celui prélevé sous la graminée — est maximum au printemps et en automne, minimum en été et en hiver où elle devient à peu près nulle. A cette époque, il est minéralisé, par unité pondérale de terre, plus de C en sol nu que sous *Calamagrostis,* alors que l'inverse s'observait auparavant.

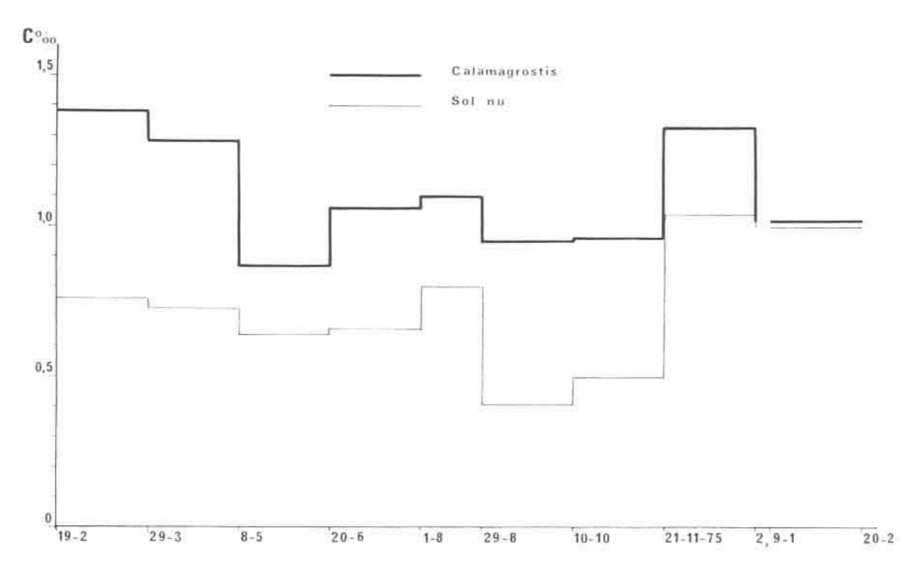


FIG. 7. — Évolution saisonnière de la minéralisation du carbone en étuve à 28° C dans des humus prélevés sous *Calamagrostis* et en sol nu (C minéralisé par jour en ‰ du C organique).

Les taux annuels moyens de Carbone minéralisé en six semaines sont respectivement en sol nu et sous *Calamagrostis* de 3,6 et 5,7 % du C organique. Le roseau des bois a donc sur la minéralisation potentielle du Carbone, comme sur celle de l'Azote, une influence stimulante très nette.

Les résultats que nous venons de rapporter, relatifs à l'influence de *Calamagrostis epigeios* sur l'activité microbienne de l'humus, sont en accord avec d'autres, recueillis à des périodes diverses et dans des peuplements variés :

Relativement à la minéralisation de l'N, nous avons publié en 1975 les résultats obtenus au cours d'une année entière et fait alors état de données antérieures communiquées par G. LEMÉE.

En ce qui concerne la minéralisation du Carbone, si nos données de 1975 ne montrent pas de différences entre le peuplement de *Calamagrostis* et la station à couvert faible, trois autres peuplements, étudiés en mars et en juin 1975 ont révélé un effet stimulant — parfois faible il est vrai — de la graminée.

DISCUSSION

La comparaison de quelques caractères du moder prélevé sous des peuplements de *Calamagrostis epigeios* et au voisinage immédiat de ceux-ci, où le sol demeure à peu près nu, permet de dégager l'influence de cette graminée sur ce type d'humus. Les accroissements de la porosité, de la teneur en bases échan-

geables et de l'activité minéralisatrice apparaissent comme les effets les plus marqués. Ils correspondent bien aux observations de LEMEE (1975) relatives à l'influence de *Brachypodium silvaticum* sur mull, sous futaie.

— L'amélioration de la structure du sol, que traduit un accroissement de porosité, a été mise en évidence depuis longtemps, non seulement sous graminées, mais également sous des espèces herbacées appartenant à d'autres familles. Elle correspond généralement à une augmentation du nombre, de la taille et de la stabilité des agrégats (BARBER, 1959 ; MAZURAK et RAMIG, 1962 ; GANTOTTI et RANGASWAMI, 1971) sous l'influence des racines qui, comme le rapportent DOMMERGUES et MANGENOT (1970), exercent à la fois un effet direct, mécanique, et un effet indirect par stimulation rhizosphérique. Toutefois, ainsi que le souligne LEMEE (1975), l'importance de l'effet mécanique est certainement minime dans les sols à texture sableuse que nous étudions. L'effet indirect, mis en évidence par WEBLEY et *al.* (1965) résulte essentiellement de la synthèse par la microflore rhizosphérique de substances polysaccharidiques susceptibles de jouer un rôle dans l'agrégation. On peut voir dans ces substances ce que les récents travaux du Centre de Pédologie Biologique de Nancy ont révélé sous le nom d'humine de néoformation, laquelle, constituée surtout de polysaccharides et de polyuronides, serait, des trois formes d'humine, la plus efficace pour former des agrégats stables (DUCHAUFOUR, 1973).

La densité très élevée des racines de *Calamagrostis* dans l'horizon A_1 est un facteur éminemment favorable à une forte stimulation rhizosphérique et, par voie de conséquence à la production de substances agrégatives. Cependant, la possibilité d'une intervention de la faune doit également être invoquée dans l'amélioration de la structure du sol sous le roseau des bois. On y observe, en effet, plus fréquemment qu'en sol nu, des traces de passage d'animaux fouisseurs (remontées de sable de l'horizon A_2, galeries, etc...) et il semble bien que les populations de Lombrics y soient plus denses.

— L'augmentation du taux des bases échangeables et l'élévation du pH qui en résulte généralement sont un facteur éminemment favorable à l'activité biologique. En outre, l'accroissement porte avant tout sur les cations bivalents Ca^{++} et Mg^{++}, dont on sait le rôle comme agent de liaison et de floculation des complexes colloïdaux (DUCHAUFOUR, 1970). Certes, l'influence de l'ion Ca^{++} sur la pédogenèse a longtemps été surestimée et l'on admet aujourd'hui qu'il joue surtout un rôle indirect, en évitant l'acidification (DUCHAUFOUR, 1973 ; DUCHAUFOUR et JACQUIN, 1975). Cependant, apporté par la végétation à un milieu pauvre en calcium mais actif, cet ion participe à la formation d'un complexe organique insoluble dans l'horizon A_1 (VEDY et *al.*, 1973).

L'apport de cations au sol sous les peuplements de *Calamagrostis* s'effectue certainement en majorité par l'intermédiaire des racines de cette espèce ; nous avons vu, en effet (FAILLE, 1977) que celles-ci constituent un stock d'éléments quantitativement beaucoup plus important que les parties aériennes.

— Les peuplements de *Calamagrostis* fournissent au sol un apport important de matière organique (FAILLE, 1977) ; cependant, le taux de celle-ci dans l'horizon A_1 n'est pas modifié par rapport au sol voisin. Ce seul fait permet de conclure à un accroissement de la vitesse de minéralisation sous la graminée ; accroissement qu'ont confirmé les incubations tant *in situ* qu'en étuve. Or, nous avons vu (FAILLE, 1977) que la litière se décompose très lentement. Deux hypothèses peuvent alors être invoquées pour tenter d'expliquer le maintien du taux de matière organique :

1. La matière fraîche, d'origine épigée, serait entièrement minéralisée en surface, sans incorporation à l'horizon A_1. Ceci est peu vraisemblable si, comme nous l'indiquions plus haut, l'activité faunistique est accrue.

2. Un accroissement important de la minéralisation de l'humus (minéralisation secondaire) compense à la fois l'augmentation des apports et la lenteur de la minéralisation primaire. Dans ce cas, plus probable, l'humus édifié sous *Calamagrostis* serait donc beaucoup moins stable que celui formé en sol nu.

Contrairement à ce que semblaient indiquer nos premières observations (FAILLE, 1975), le roseau des bois, en raison même de sa relative pauvreté en azote (de l'ordre de 9 ‰ dans les parties aériennes et de 13 ‰ dans les racines), n'entraîne pas, en moyenne, de réduction du rapport C/N de l'humus. Ce caractère, généralement considéré comme un bon indice de l'activité biologique, ne permettrait donc pas, ici, d'en inférer l'accroissement de cette activité.

— Les conditions climatiques jouent un rôle essentiel dans l'évolution de l'humus, les variations saisonnières influencent à la fois la minéralisation (BACHELIER, 1968 ; BILLES et *al*, 1971) et l'humification (JACQUIN et MERLET, 1975). Si les alternances d'humidité et de sécheresse apparaissent comme le facteur prépondérant (DUCHAUFOUR, 1970), les conditions thermiques sont déterminantes dans le cas de la minéralisation (WITKAMP, 1969) et leurs variations sont susceptibles de favoriser la conservation de l'humus (BOCQUEL et KAUFFMAN, 1963).

Le rôle principal du roseau des bois au niveau du pédoclimat nous est apparu comme celui d'un tampon du thermopériodisme. On peut donc voir là un moyen par lequel *Calamagrostis epigeios* contribue à l'instabilité de l'humus et à sa plus rapide minéralisation.

— La plus grande aptitude à la minéralisation de la matière organique sous *Calamagrostis* est confirmée par les incubations en étuve. Celles-ci font en outre apparaître une dynamique saisonnière quelque peu différente sous le roseau des bois et dans le sol nu.

La minéralisation potentielle du Carbone présente généralement un maximum automnal ou hivernal résultant du lessivage de la litière fraîchement tombée et des substrats énergétiques accumulés près de la surface pendant l'été (BILLES et *al.*, 1971 ; JACQUIN et MERLET, 1975). Si, pour nos stations, il en est bien ainsi dans le sol nu qui reçoit la litière des chênes périphériques, sous *Calamagrostis* le maximum est décalé vers les mois de Février-Mars. Sans doute faut-il voir là l'effet du flétrissement tardif et de la dynamique particulière de la chute des feuilles de la graminée qui n'atteignent le sol qu'en fin d'hiver.

Des différences plus sensibles encore apparaissent dans l'évolution de la *minéralisation potentielle* de l'azote : en sol nu on observe, de manière assez classique, deux maximums, l'un au printemps, l'autre en automne, séparés par un minimum estival que l'on peut interpréter comme traduisant une période de réorganisation (BONNEAU, 1971). Sous *Calamagrostis* l'activité s'est accrue de manière presque continue tout au long de la saison pour atteindre son maximum au cœur de l'été. Seules de brèves dépressions ont semblé traduire de courtes phases de réorganisation. La présence du roseau des bois aurait donc favorisé la minéralisation de l'azote au détriment de sa réorganisation ; nous sommes ainsi, là encore, conduit à envisager une plus faible humification sous la graminée.

— La minéralisation nette de l'azote *in situ* est la résultante de la qualité de la matière organique et de l'activité de la microflore. Cette dernière, estimée par le rapport de l'activité réelle à l'activité potentielle, nous a paru relativement peu influencée par les conditions que crée le roseau des bois ; les différences dans la cinétique de la minéralisation nette traduisent essentiellement la divergence de nature de la matière organique sous *Calamagrostis* et en sol nu. Les racines de la graminée, très abondantes dans l'horizon A_1 et plus riches en N que les litières sont probablement un des facteurs essentiels de cette divergence.

Nos observations relatives à un accroissement de la production nette d'N minéral et notamment nitrique apparaissent, comme celles de LEMEE (1975), en contradiction avec la plupart des travaux antérieurs qui concluent à un effet dépressif des Graminées (HARMSEN et SCHREVEN, 1955 ; LEGG et ALLISON, 1960 ; BONNEAU, 1971). Cependant les mécanismes par lesquels ces plantes interviennent n'ont pas été élucidés de manière définitive. Certains auteurs invoquent un accroissement de la réorganisation (HARMSEN et SCHREVEN, 1955 ; HUNTJENS, 1971), d'autres envisagent une inhibition des nitrificateurs (MUNRO, 1966) des phénomènes de dénitrification (WOLDENDORP, 1962 ; BRAR, 1972) ou des pertes sous forme gazeuse (KETCHESON et JAKOULJEVIC, 1970). Par ailleurs certains facteurs sont susceptibles de s'opposer à ce phénomène. L'amélioration de la structure, notamment, réduit les possibilités de dénitrification en augmentant l'aération ; elle favorise, au contraire, la nitrification (HULPOI et *al.*, 1970). Nous avons vu que le roseau des bois, loin d'accroître les processus de réorganisation de l'azote dans le moder, tend plutôt à les réduire. L'activité minéralisatrice, appréciée par le rapport de N minéralisé *in situ* à N minéralisable *in vitro* n'est pas influencée de manière significative par la graminée. L'accroissement de la production nette d'azote nitrique paraît bien résulter de l'existence, sous *Calamagrostis*, d'un humus moins stable, donc plus aisément minéralisable.

Calamagrostis epigeios, en favorisant l'activité biologique de l'humus dans les clairières, apparaît, tel *Brachypodium silvaticum* en sous-bois (LEMEE, 1975), comme un facteur de protection du sol contre les processus de podzolisation. Ce rôle est d'autant plus important sur moder que peu d'autres espèces sont susceptibles de s'y installer. Les mécanismes par lesquels le roseau des bois intervient sont certainement multiples et complexes. Les litières, à C/N élevé et à décomposition très lente, ne jouent vraisemblablement dans ce sens qu'un rôle direct mineur et semblent surtout intervenir en modifiant les conditions microclimatiques. Les racines, par contre, sont probablement déterminantes, d'une part par effet rhizosphère susceptible, non seulement d'accroître les populations microbiennes mais d'en modifier l'équilibre ; d'autre part par apport de matière organique. A cet égard, le manque de données concernant leur durée de vie, leur cycle de renouvellement, leur vitesse de décomposition constitue une lacune importante.

RÉSUMÉ

L'influence de *Calamagrostis epigeios* sur l'humus est étudiée en comparant quelques caractères physico-chimiques et l'activité minéralisatrice de l'horizon humifère de surface sous des peuplements denses et au voisinage immédiat de ceux-ci.

L'augmentation du pH, résultant d'un accroissement de la teneur en cations bivalents, ainsi que celle de la porosité conduisent à une stimulation de l'activité biologique. Celle-ci s'exerce principalement dans le sens de la minéralisation, assurant ainsi la constance du taux de matière organique en dépit de l'accroissement des apports par la graminée.

L'intense activité minéralisatrice paraît essentiellement liée à des modifications qualitatives de la matière organique et l'on est conduit à penser que *Calamagrostis epigeios* favorise l'édification d'un humus relativement instable. Son système radiculaire, dont la dynamique saisonnière nous échappe, joue vraisemblablement le rôle principal, cependant que les organes aériens participeraient surtout en modifiant les conditions microclimatiques.

SUMMARY

Action of the stands of *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. within the dynamics of the Fontainebleau woodland ecosystems

II. Influence on some qualities of the humus and its microbial activities

The influence of *Calamagrostis epigeios* on soil humus is investigated through a comparison of some physio-chemical factors and the mineralizing activity within the A_1-layer, both under stands and in their immediate vicinity.

The rise in pH, resulting from an increase in bivalent cations as well as in porosity, leads toward a stimulation of the biological activity. This latter acts essentially in the field of mineralization, thus ensuring a permanent level of organic matter in spite of an increased input stemming from the « woodland reed ».

The intense mineralizing activity seems to be bound above all to the qualitative modifications of the organic matter and one is brought to believe that *Calamagrostis epigeios* favors the builtup of a relatively unstable humus. Its root system, whose dynamics we still ignore, is likely to play the prominent rôle, whereas the aerial organs would mainly participate by changing the microclimatic conditions.

ZUSAMMENFASSUNG

Aktion der Stände von *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. in der Dynamik der Oekosysteme des Waldes von Fontainebleau

II. Einfluss auf einige Merkmale des Humus und seine mikrobielle Aktivitäten

Der Einfluss von *Calamagrostis epigeios* auf den Bodenhumus wurde bestimmt durch den Vergleich einiger physico-chemischen Eigenschaften und der Mineralisierungsaktivität des A_1-Horizontes, unter dichten Ständen gleichwie in deren unmittelbarer Nähe.

Der von einer Mehrung des Gehaltes an zweiwertigen Kationen herrührende Anstieg des pH, sowie jener der Porosität führen zu einer Stimulierung der biologischen Aktivität. Diese läuft hauptsächlich im Sinne einer Mineralisierung ab, damit die Konstanz des Gehaltes an organischer Substanz sichernd, trotz erweiterter Einfuhr durch das Waldrohr.

Die rege mineralisierende Aktivität scheint im Wesentlichen an qualitative Veränderungen der organischen Substanz gebunden und man kommt dahin anzunehmen dass *Calamagrostis epigeios* den Aufbau eines relativ unstabilen Humus fördert. Sein Wurzelsystem, dessen Dynamik uns noch fremd ist, spielt wahrscheinlich die Hauptrolle, mittlerweilen die oberirdischen Organe hauptsächlich durch die Abänderung der mikroklimatischen Umwelt teilnähmen.

BIBLIOGRAPHIE

BACHELIER (G.), 1968. — Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols. *Mémoires ORSTOM*, n° 30.

BARBER (S. A.), 1959. — The influence of alfalfa, bromegrass and corn on soil aggregation and crop yields. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **23**: 258-259.

BILLES (G.), (L.) CORTEZ, (P.) LOSSAINT, 1971. — L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. I. Minéralisation du carbone. *Rev. Ecol. et Biol. Sol*, **8**: 375-395.

BOCQUEL (G.), (J.) KAUFFMANN, 1963. — Influence du thermopériodisme et de l'hydropériodisme sur la formation de l'humus et l'activité des fixateurs d'azote aérobies libres dans la terre. *Cahiers ORSTOM, sér. Pédologie*, **2**: 5-7.

BONNEAU (M.), 1971. — Nouvelles observations sur la minéralisation de l'azote dans deux sols des Hautes Vosges. *Sc. du Sol*, **1**: 31-46.

BRAR (S. S.), 1972. — Influence of roots on denitrification. *Plant and Soil*, **26**, 3: 713-715.

DOMMERGUES (Y.), (F.) MANGENOT, 1970. — Ecologie microbienne du sol. Masson et Cie éd., 796 p.

DUCHAUFOUR (Ph.), 1970. — Précis de Pédologie. Masson et Cie, édit.

DUCHAUFOUR (Ph.), 1973. — Action des cations sur les processus d'humification. *Science du Sol*, **3**: 151-163.

DUCHAUFOUR (Ph.), (F.), JACQUIN, 1975. — Comparaison des processus d'humification dans les principaux types d'humus forestiers. *Sc. du Sol* (*Bull. A.F.E.S.*), **1**: 29-36.

FAILLE (A.), 1975. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. VI. Influence tardive du clairièrage sur les humus. *Œcol. Plant.*, **10**: 309-330.

FAILLE (A.), 1977. — Action des peuplements de *Calamagrostis epigeios* (L.), Roth. dans la dynamique des écosystèmes de la forêt de Fontainebleau. I. Rôle dans le cycle de la matière organique et des bioéléments majeurs. *Bull. d'Ecologie* (sous presse), **8**, 1.

GANTOTTI (B. V.), (G.) RANGASWAMI, 1971. — Improvements in the physical properties of soil under the influence of the rhizosphere microflora of four different plant species. *Plant and Soil*, **35**: 347-356.

HARMSEN (G. W.), (D. A. Van) SCHREVEN, 1955. — Mineralization of organic nitrogen in soil. *Adv. in Agronomy*, **7**: 299-398.

HULPOI (N.), (S.) DAKESIAN, (G. H.) ELIADE, (L.) GHINEA, 1970. — The effect of soil physical-conditions on the nitrification of NH_4. *Plant and Soil*, **32**: 468-477.

HUNTJENS (J. L. M.), 1971. — The influence of living plants on mineralization and immobilization of nitrogen. *Plant and Soil*, **31**: 77-94.

JACQUIN (F.), (D.) MERLET, 1975. — Variations saisonnières de l'humification sous climats tempérés. *Bull. E.N.S.A.I.A. Nancy*, **17**: 75-86.

KETCHESON (J. W.), (M.) JAKOULJEVIC, 1970. — Effect of plant growth on transformation of mineral nitrogen in soils. *Plant and Soil*, **32**: 254-257.

LEGG (J. O.), (F. E.) ALLISON, 1960. — Role of rhizosphere microorganisms in the uptake of nitrogen by plants. *Trans., 7th Int. Congr. Soil Sci., Madison*, **2**: 545-550.

LEMEE (G.), 1967. — Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans les humus forestiers *in situ*. *Œcol. Plant.*, **2**: 285-324.

LEMEE (G.), 1975. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. III. Influence du peuplement graminéen forestier sur les caractères et l'activité biologique d'un mull acide. *Rev. Ecol. Biol. Sol,* **12**: 157-167.

MAZURAK (A. P.), (R. E.) RAMIG, 1962. — Aggregation and air water permeabilities in a chernozem soil cropped to perennial grasses and fallow grasses. *Soil. Sci.,* **94**: 151-157.

MUNRO (P. E.), 1966. — Inhibition of nitrite oxidizers by roots of grass. *J. appl. Ecol.,* **3**: 227-229.

MUNRO (P. E.), 1966. — Inhibition of nitrifiers by grass root extracts. *J. appl. Ecol.,* **3**: 231-238.

VEDY (J. C.), (Ph.) DUCHAUFOUR, (F.) JACQUIN, 1973. — Relation entre le cycle du calcium et l'humification. *C. R. Acad. Sc.* (D), **276**: 1665-1668.

WEBLEY (D. M.) (R. B.) DUFF, (J. S. D.), BACON, (V. C.) FARMER, 1965. — A study of polysaccharide producing organisms occuring in the root region of certain pasture grasses. *J. Soil Sci.,* **16**: 149-157.

WITKAMP (M.), 1969. — Cycles of temperature and carbon dioxide evolution from litter and soil. *Ecology,* **50**: 922-924.

WOLDENDORP (J. W.), 1962. — The quantitative influence of the rhizosphere on denitrification. *Plant and Soil,* **17**: 267-270.